Revue suisse Zool.	Tome 81	Fasc. 4	p. 813-837	Genève, décembre 1974

Zur Entstehung des Dotterepithels bei verschiedenen Octopoden-Arten (Mollusca, Cephalopoda) [1]

von

Pio FIORONI

Mit 14 Abbildungen

EINLEITUNG 813
MATERIAL UND METHODEN 815
BEFUNDE 815
1. *Loligo vulgaris* Lamarck 815
2. *Tremoctopus violaceus* delle Chiaje 818
3. *Octopus vulgaris* Lamarck 818
4. *Eledone cirrosa* Lamarck 826
DISKUSSION 831
ZUSAMMENFASSUNG. RÉSUMÉ. SUMMARY 832
LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN 833
LITERATURVERZEICHNIS 834

EINLEITUNG

Alle Tintenfisch-Ontogenesen zeichnen sich durch eine Zweiteilung des Entoderms aus (vgl. z. B. KORSCHELT 1892, FIORONI 1973). Das transitorische Dotterepithel (= Dottersyncytium) dient der Aufarbeitung des Dotters und

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

entsteht frühembryonal aus den randständigen Makromeren der Keimscheibe. Das definitive organogenetische Entoderm sondert sich dagegen erst beim weit entwickelten, bereits mit Organ-Anlagen ausgestatteten Embryo unter Bildung einer Entodermspange aus dem bis dahin einheitlichen mesentodermalen Zellkomplex (vgl. auch von BOLETZKY 1967).

Furchung und Bildung des Dotterepithels stellen bei zehnarmigen Tintenfischen gut untersuchte und in ihrem Ablauf schon seit längerer Zeit bekannte Prozesse dar. Zur reichen Literatur über verschiedene *Loligo*-Arten (ARNOLD, 1961 ff, BRUCE, 1886, FIELDS, 1965, HAMABE, 1960, HOADLEY, 1930, KORSCHELT, 1892, LANKESTER, 1875, NAEF, 1921/28, SACARRÃO, 1951 ff, SPEK, 1934, TEICHMANN, 1903, USSOW, 1874 ff, WATASE, 1888 ff u. a.) treten an *Sepia officinalis* (KÖLLIKER, 1844, LEMAIRE, 1970, USSOW, 1881 und VIALLETON, 1888) sowie an den Sepioliden *Sepiola rondeletii* (DE LEO, 1972) und *Euprymna scolopes* (ARNOLD *et al.*, 1972) getätigte Untersuchungen. Unsere fragmentarischen Kenntnisse der Oegopsiden-Entwicklung basieren bisher ausschließlich auf ziemlich summarischen japanischen Arbeiten (HAMABE, 1961 und SOEDA, 1952).

Im Gegensatz dazu ist die Frühentwicklung der Octopoden nur lückenhaft bekannt. SACARRÃO (1950) ist eine auch Schnittpräparate berücksichtigende Schilderung von *Tremoctopus violaceus* zu verdanken. NAEF hat in seiner verschiedenen Tintenfisch-Arten gewidmeten Normentafel der Entwicklung besonders *Octopus vulgaris*, aber auch *Argonauta argo* und *Tremoctopus violaceus* berücksichtigt, dabei aber auf Schnittanalysen verzichtet. Dagegen finden sich bei FUCHS (1973) einige Schnittbilder zur Frühentwicklung von *Eledone cirrosa*; seine Ergebnisse können durch die vorliegenden detaillierteren Untersuchungen voll bestätigt werden.

Aufgrund der vorliegenden bisherigen Studien darf geschlossen werden, daß die Frühentwicklung und die Bildung des Dotterepithels innerhalb der zehnarmigen Cephalopoden relativ einheitlich verlaufen. Das Vorkommen von Blastokonen gilt generell; die auf S. 815 gegebene Schilderung von *Loligo* darf im Prinzip auch auf die übrigen decapoden Arten übertragen werden.

Dem gegenüber sind — entsprechend einer allgemein bei Octopoden nachweisbaren größeren Entwicklungsvariabilität (vgl. S. 831) — bei achtarmigen Formen die Differenzen größer.

Diese Tatsache soll im Rahmen der vorliegenden Studie durch einen Vergleich der auf SACARRÃO's Angaben fussenden *Tremoctopus* — Entwicklung mit den Verhältnissen bei *Eledone cirrosa* und *Octopus vulgaris* dokumentiert werden. Um den Kontrast zu den zehnarmigen Formen stärker hervortreten zu lassen, wird dabei unter Verzicht auf eine bildmäßige Dokumentation einleitend kurz über die Verhältnisse bei *Loligo* informiert. — Die vorliegende, im Zusammenhang mit umfangreicheren vergleichenden Studien über den Dotterabbau bei verschiedenen Cephalopoden-Typen entstandene Arbeit endet mit den NAEF' schen Stadien III bzw. IV. Dieser Entwicklungszustand ist durch die Anlage der Schalendrüse und damit das Einsetzen der Organogenese gekennzeichnet.

Zum Verständnis der folgenden Ausführungen sei eine kurze Terminologie der Elemente des Dottersystems gegeben. Im Verlaufe der Furchung zerfällt die Keimanlage in zentrale, in der Folge — außer bei *Eledone* — ausschließlich organogenetische Gewebe des Embryos aus sich hervorgehen lassende Mikromeren (= Blastomeren, Binnen- oder Scheibenzellen) und peripher liegende Makromeren. Letztere bilden bei decapoden Tintenfischen unter nur von oberflächlicher Plasmateilung begleiteter Kernvermehrung die strahlenförmig angeordneten, lange über die Keimscheibe hinausragenden Blastokonen. Die durch fehlende Plasmateilung gekennzeichneten Rand- oder Marginalzellen der Octopoden werden dagegen früh schon unter die Keimscheibe gezogen. Die Blastokonen bzw. Marginalzellen lassen übereinstimmend das transitorische Dotterepithel aus sich hervorgehen. Dieses kann nach erreichter Mehrkernigkeit als Dottersyncytium bezeichnet werden.

Der Autor ist verschiedenen ehemaligen Mitarbeitern und Kollegen (E. Fuchs, R. Gass, M. von Orelli) für die Überlassung von Schnittserien verpflichtet. Für technische Mitarbeit dankt er v. a. Frau V. von Boletzky und Frau M. Kleine-Schonnefeld.

MATERIAL UND METHODEN

Von *Loligo vulgaris*, *Eledone cirrosa* und namentlich *Octopus vulgaris* standen zahlreiche Schnittserien der verschiedenen Stadien zur Verfügung. Überwiegend wurden Übersichtsfärbungen (Haemalaun-Benzopurpurin bzw. Orange G, Azan), die PAS-Methode sowie auf Haematoxylinbasis beruhende Kernfärbungen verwendet.

Zur Einbettung der stark dotterhaltigen Keime bewährte sich das Paraffingemisch der Firma Prolabo bzw. ein Paraplastgemisch (vgl. Berg, 1967) besonders gut.

Bezüglich der Bezeichnung der Stadien wird auf die altbekannten Tafeln von Naef (1921/28) zurückgegriffen, da u. E. die neueren, auch die Furchungen einschließenden Tafeln von Arnold (1965*a*) und Lemaire (1970) keinen wesentlichen Fortschritt bringen (vgl. auch Meister, 1972).

Alle Abbildungen wurden mit Hilfe des Projektionsspiegels und einem Zeiss-WFL-Mikroskop angefertigt.

BEFUNDE

1. **Loligo vulgaris** Lamarck
   (Eidurchmesser 1,6 : 2,2 mm)

Nach der Furchung bedeckt die einschichtige Keimscheibe im Naef' schen Stadium I als „Discoblastula“ den animalen Pol des Keims; letzterer schließt im übrigen vegetativwärts die großen Massen des ungefurchten Dotters in sich

ein. Die Keimanlage zerfällt in zentrale Mikromeren sowie randständige, strahlenförmig angeordnete Makromeren.

Unter nur von oberflächlicher Plasmafurchung begleiteter, sehr wahrscheinlich ausschließlich amitotischer Kernteilung bilden die Blastokonen (VIALLETON, 1888) die Anlage des Dottersyncytiums. Lateralwärts und gegen den vegetativen Pol gehen die Blastokonen fließend in die den ganzen Dotter umkleidende « Bildungsmembran » über. Die syncytiale Natur des Dotterepithels wurde elektronenoptisch bestätigt (vgl. ARNOLD, 1971*b*). Im Vergleich zu den Octopoden muß betont werden, daß damit anfänglich die Dotterepithel-Anlage weit über die eigentliche Keimscheibe in Richtung auf den vegetativen Keimpol hinausreicht.

Noch in diesem Stadium detachieren sich in Form von gesonderten Zellportionen die ersten Anlagen des Mesentoderms aus dem Blastoderm (vgl. u. a. NAEF, 1921/28).

Diese sind im Stadium II zu einer einheitlichen hufeisenförmigen, auf der prospektiven Analseite (= Trichterseite) sich durch eine „Ventrallücke" auszeichnenden Anlage des Randwulstes (= Keimwall) verschmolzen. Die mesentodermalen Zellen sind zweischichtig angeordnet und zeigen analwärts einen Übergang zur Einschichtigkeit. Das nun einsetzende zentrifugale Auswachsen des Keimscheibenrandes ist mit dem Beginn des Einzugs des Blastokonen unter die Keimscheibe verknüpft.

Dadurch ragt in den Stadien III ff das Ectoderm über die noch deutlich strahlenförmig arrangierten, nunmehr große Kerne aufweisenden Blastokonen vor. Andererseits sind unter der Keimscheibe Dotterepithelzellen bis gegen die „Zentrallücke" vorgestoßen. In dieser Region liegt das nicht vom Mesentoderm unterwanderte Ectoderm noch direkt dem Dotter auf. Ausserhalb der Zentrallücke ist die zentripetalwärts sich verbreiternde Mesentodermanlage jetzt zu einem geschlossenen Ring vereinigt. Durch eine besonders in den seitlichen Keimscheibenbezirken erfolgende Abhebung des prospektiven Ectoderms vom Dotter wird eine Subgerminalhöhle gebildet.

Mittels der PAS-Färbung sind die auch strukturmäßig divergierenden Schichten des jungen Keimes zu unterscheiden, indem Ectoderm - und Randzellen PAS-negativ, die Mesentodermanlage und der Dotter dagegen PAS-positiv sind. Die im Bereich der ganzen Keimscheibe nachweisbare Dotterverflüssigung weist auf die nunmehr einsetzende Dotterresorption hin (vgl. u. a. KONOPACKI, 1933). Im Stadium IV ist der Dotter zu $^1/_6$ von der kalottenförmigen Keimscheibe überwachsen. Im Ectoderm sind die kleinen flachen prospektiven Epidermiszellen von den etwas größeren, mit einem helleren Plasma ausgestatteten, im Zentrum über dem animalen Pol liegenden Schalendrüsenzellen geschieden. Die außer zwei lateralen Partien einschichtig gelagerten, verhältnismäßig grossen Mesentodermzellen sind locker zwischen Ectoderm und Dotterepithel verteilt. Die marginalen Blastokonen sind noch undeutlich zu erkennen.

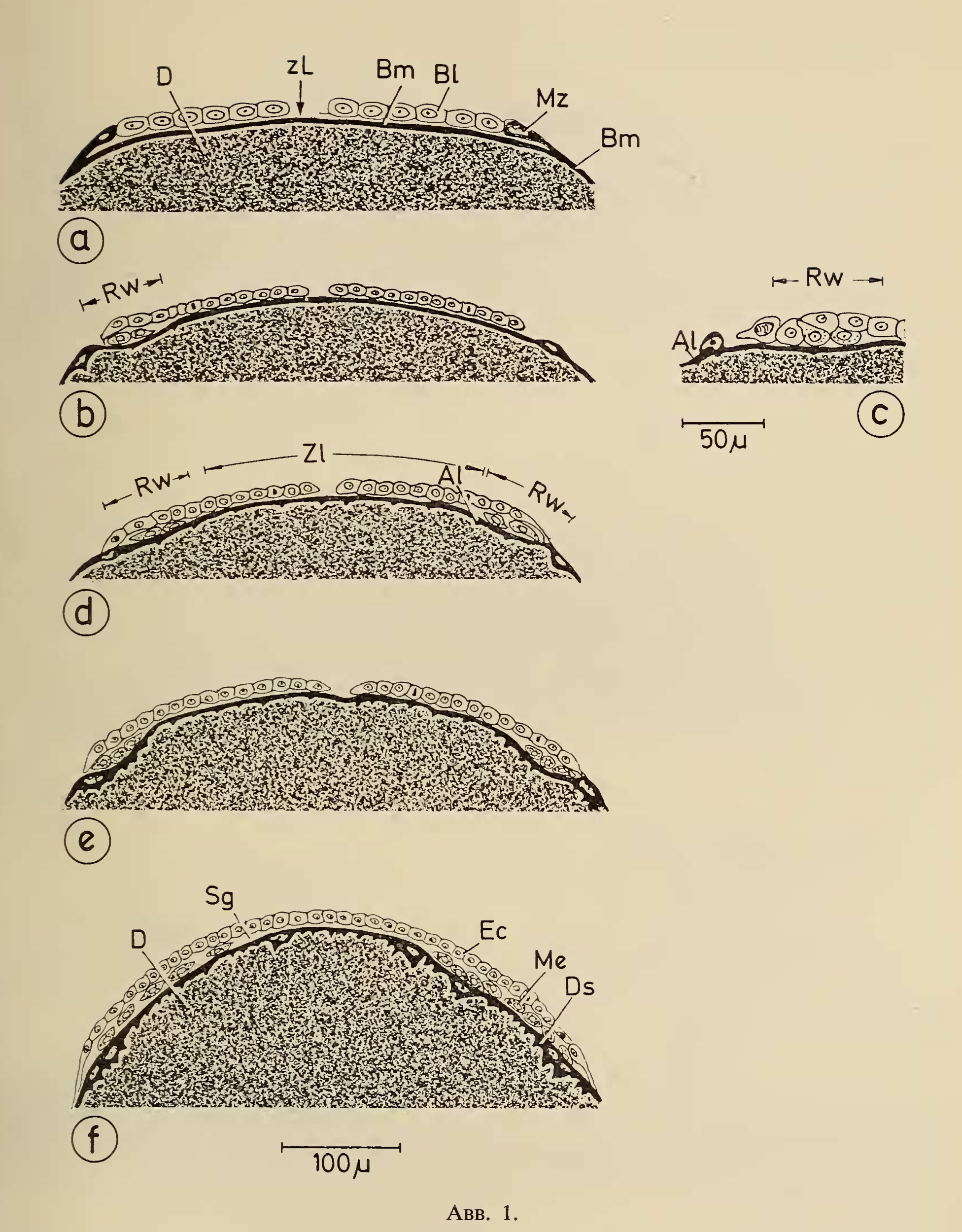


Abb. 1.

Tremoctopus violaceus : Schnitte durch die Stadien I (a), I-II (b und c), II (d), II-III (e) und III (f); schematisiert nach Sacarrão (1950) — vgl. Text.

2. **Tremoctopus violaceus** delle Chiaje
(Eidurchmesser 0,9 : 1,5 mm)

Im Stadium I ist die Keimanlage einschichtig und geht im Bereich der mit einem länglichen, gelappten chromatinreichen Kern versehenen Marginalzellen in die Bildungsmembran über. Letztere soll nach SACARRÃO (1950) auch die Blastomeren unterlagern (Abb. 1a).

Im Stadium I-II bleiben die Marginalzellen unverändert randständig. Durch unterschiedliche Teilungsrichtungen werden dagegen die Scheibenzellen umgestaltet. Horizontale Teilungen bewirken eine zentrifugale Ausbreitung der Keimscheibe; vertikale bzw. schräge, auf den Keimscheibenrand beschränkte Teilungen führen zur Bildung des in Form eines völlig geschlossenen Ringes sich einheitlich delaminierenden Randwulstes (= Mesentoderm-Anlage; Abb. 1b und c). Dieser wird bei *Tremoctopus* bis zum Stadium VI-VII einschichtig bleiben.

Erst im Stadium II (Abb. 1d) wird aus den Marginalzellen unter wahrscheinlich amitotischer Kernteilung die eigentliche Anlage des Dottersyncytiums gebildet. Die mit dotterwärts gerichteten Ausläufern und mit einem stark gelapptem Kern versehenen Zellen wandern vorerst noch schwach zentralwärts vor.

Etwas später überdeckt das Ectoderm am Keimscheibenrand die Dotterepithelzellen. Diese wachsen rasch aus und unterlagern bereits im Stadium III die ganze Keimscheibe (Abb. 1f). Die gewebliche Sonderung der Schalendrüse ist erst im Stadium IV ersichtlich, was im Vergleich zu Octopus (S. 822) als spät zu taxieren ist.

3. **Octopus vulgaris** Lamarck
(Eidurchmesser 1,0 : 1,8 — 2,0 mm)

Die einschichtige Discoblastula des Stadiums I weist nach beendeter Furchung eine lagemäßig mit dem animalen Eipol übereinstimmende „zentrale Lücke" auf, oder es ist zumindest die Stelle durch abgeflachte, eingedellte Blastomeren charakterisiert (Abb. 2).

Entgegen der Ansicht VIALLETON's (1888; an *Sepia*) stellt diese u. a. durch NAEF (1921/28) an Totalkeimen von *Octopus* als auch durch SACARRÃO bei *Tremoctopus* (bis zum Stadium III; vgl. Abb. 1*a* bis *e*) beschriebene Bildung kein Artefact dar. Auch bei *Sepiola rondeletii* (DE LEO, 1972) und *Sepia officinalis* (LEMAIRE, 1970) treten sehr ausgeprägte „zentrale Lücken" auf, die sich wie bei *Octopus* gleichfalls an lebenden Stadien nachweisen lassen.

Die durch einen chromatinarmen Kern charakterisierten Marginalzellen sind etwas größer als die sich vor allem durch horizontale Mitosen auszeichnenden Scheibenzellen (Abb. 2a und b).

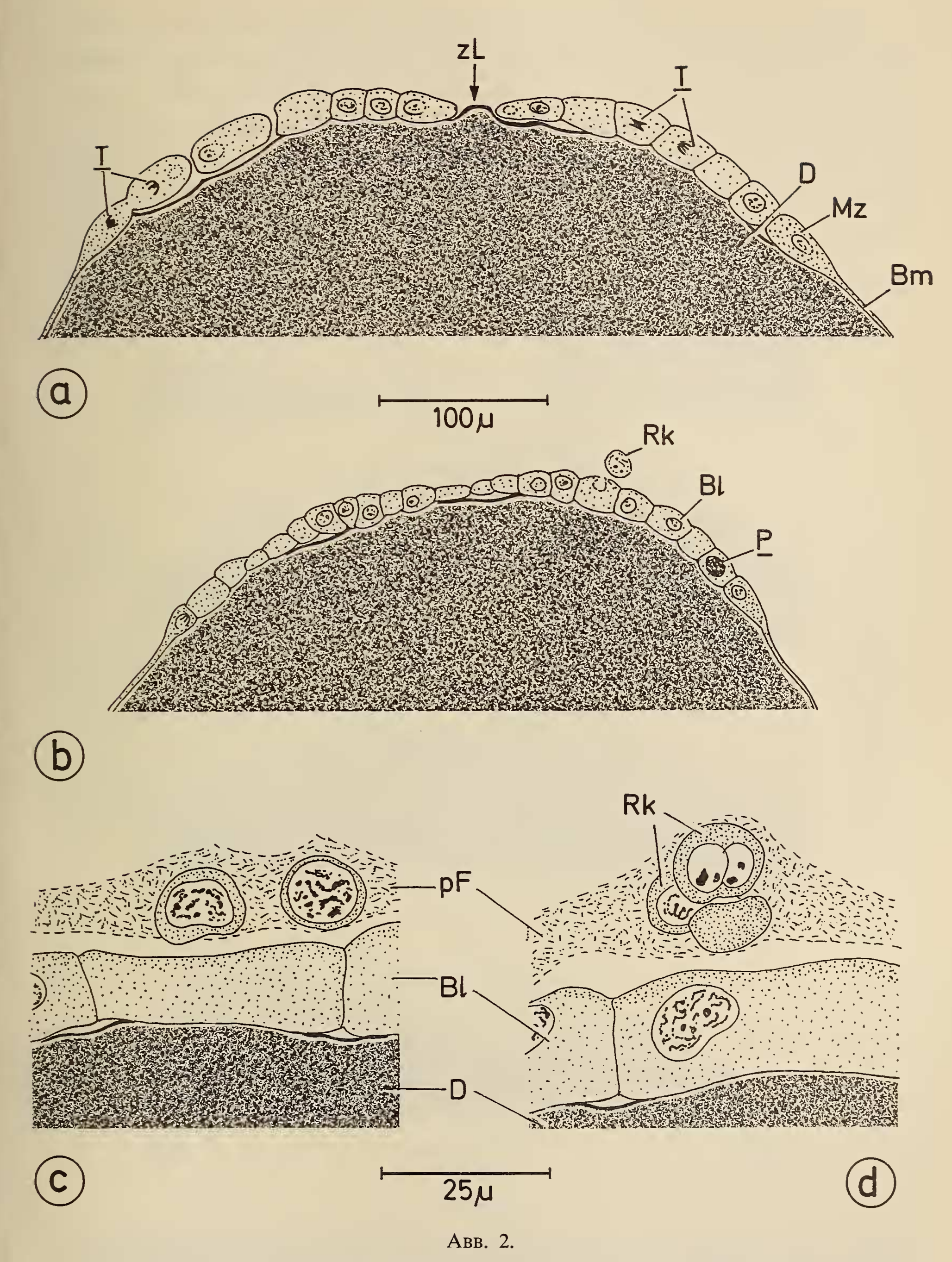


ABB. 2.

Octopus vulgaris: späte Furchungsstadien (Stadium I): Große Marginalzellen (a), mediane zentrale Lücke (a), horizontale Mitosen (a, b), Richtungskörper (b-d).

Auf diesen sowie den folgenden Stadien lassen sich noch regelmässig Richtungskörper (Polkörper) nachweisen. Sie teilen sich teilweise weiter (vgl. FIORONI, 1974*b*) und zeigen gelegentlich auch Karyomeren (vgl. Abb. 2c und d). Auch sei erwähnt, daß das Blastoderm durch eine feine Vitellinmembran — ähnlich wie sie MARTHY (1969) für *Loligo* nachgewiesen hat — gegen außen hin von der perivitellinen Flüssigkeit geschieden ist. Die Polkörper liegen außerhalb dieser Membran, welche bis über das Stadium IV hinaus erhalten bleiben wird.

Bei etwas älteren Keimen (Stadium I^+) sind die künftigen Dotterepithelzellen durch ein dunkler angefärbtes Plasma und sich rasch stark vergrößernde Kerne ausgezeichnet (vgl. u. a. Abb. 4e bis g).

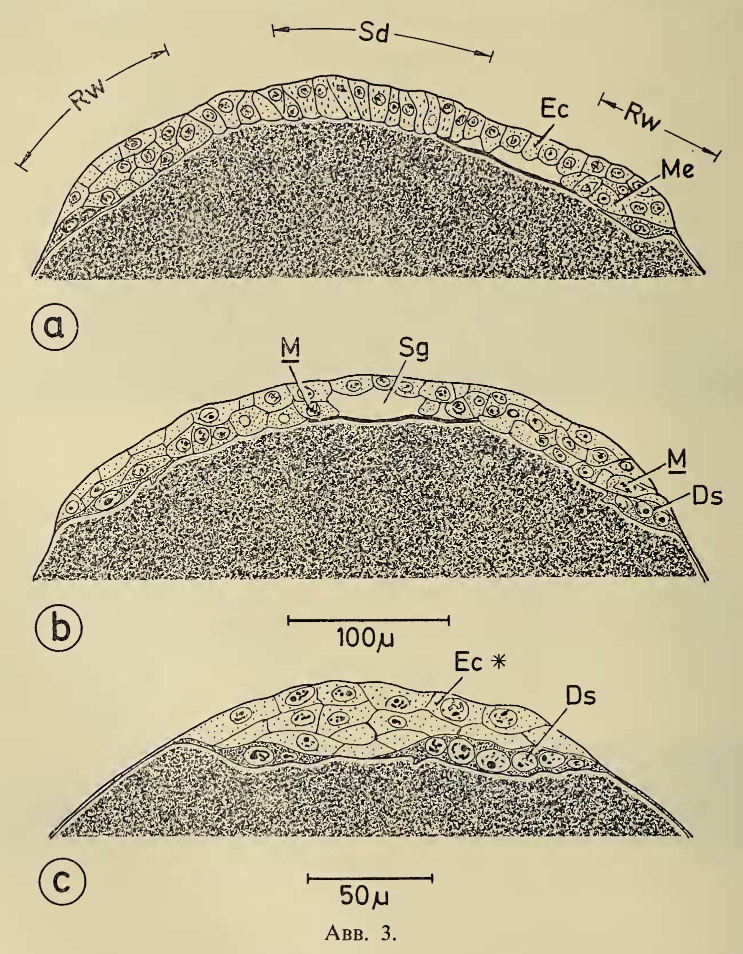


ABB. 3.

Octopus vulgaris: Stadium I^+ (von median (a) gegen den Keimscheibenrand (c) reichende Übersichten). Verwachsung zum Dottersyncytium (v. a. c), beginnende Bildung des Randwulstes (a, b), Anlage der Subgerminalhöhle (b), Differenzierung des Schalendrüsenepithels (a). — Bei c ist das prospektive Ectoderm flächig angeschnitten

Unter Kernvermehrung kommt es am Keimscheibenrand zur Syncytienbildung; gleichzeitig beginnt das Dotterepithel sich unter die Keimscheibe zu schieben (Abb. 3 und 4).

Octopus zeichnet sich durch eine außergewöhnlich frühe Aufteilung der Keimscheibe in einzelne geweblich differenzierte Zonen aus. Die prospektiven Ectodermzellen sind bereits etwas abgeflacht und beginnen sich unter Bildung einer Subgerminalhöhle vom Dotterspiegel abzuheben (vgl. v. a. Abb. 3a und b).

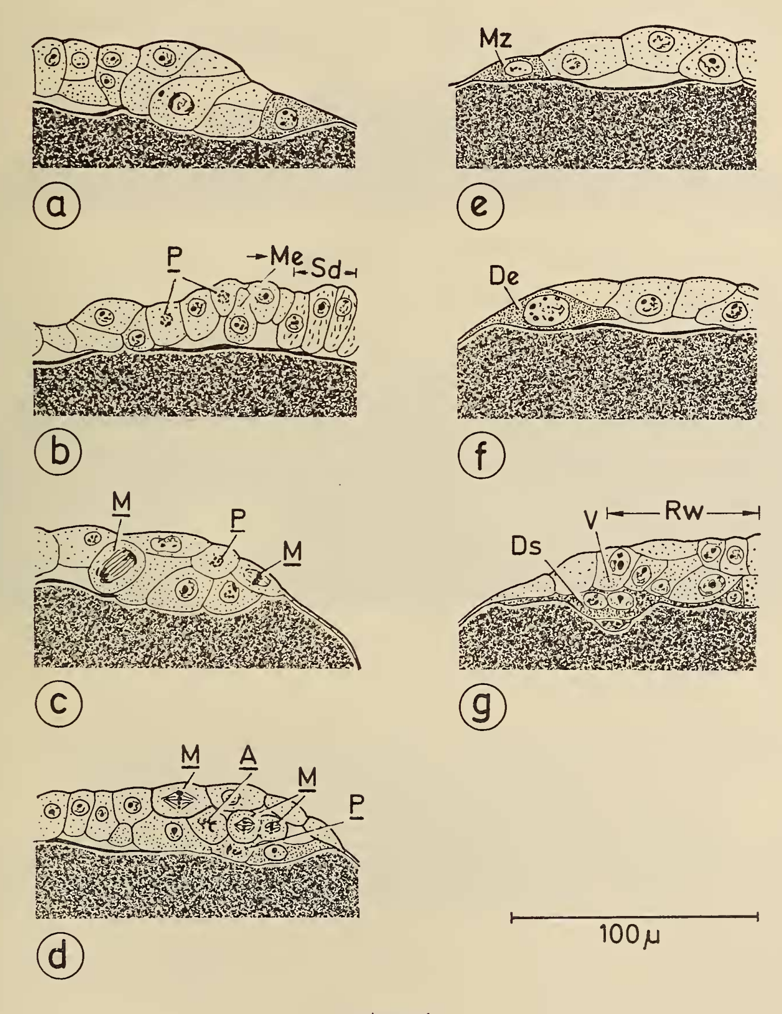


ABB. 4.

Octopus vulgaris: Stadium I⁺. Mitosen bzw. Mitosewellen (c und d) und schräge Zellagen bzw. Zellstreckung (a) im Randwulstgebiet, vereinzelte Mesoderm-Bildung aus zentraler Blastomere (b), Unterschiebung der Marginalzellen unter die Keimscheibe (e bis g) sowie Syncytienbildung (g)

Dagegen bleibt das kreisförmige, durch prismatische Zellen ausgezeichnete Schalendrüsenepithel dem Dotter aufliegend (Abb. 3a). In beiden Zonen erfolgen horizontale Zellteilungen.

Die Randwulstbildung wird durch auffallende im ganzen Keimscheibenrand simultan ablaufende Mitosewellen eingeleitet, die zu horizontalen und vor allem

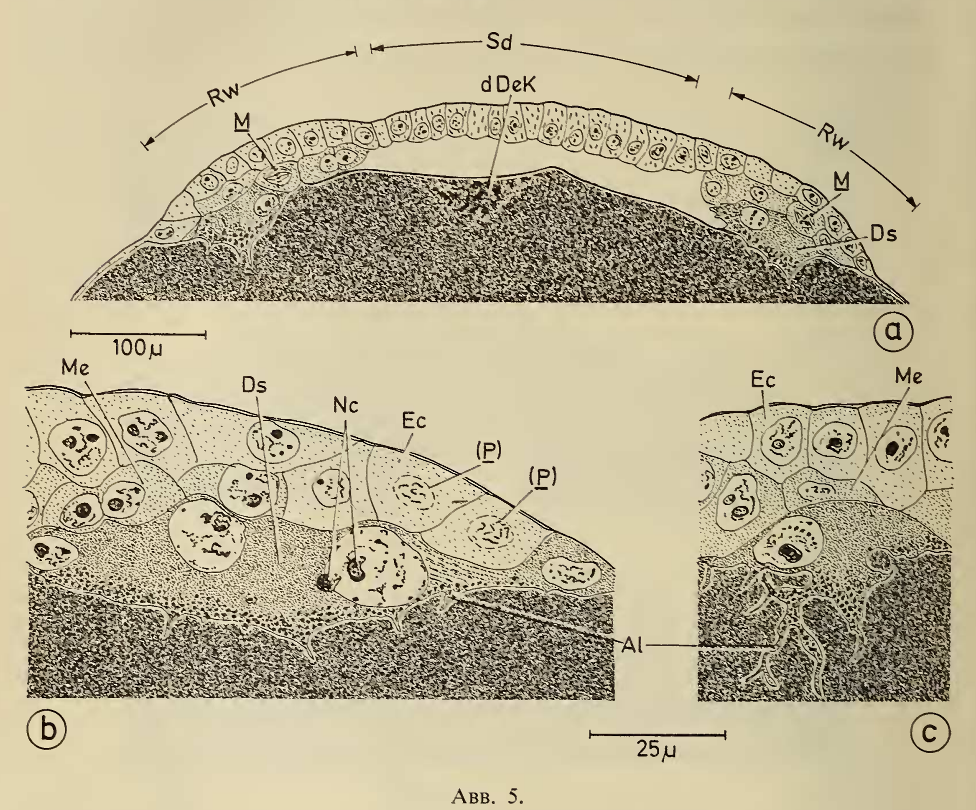


Abb. 5.

Octopus vulgaris: Stadium II. Deutlich gesonderte Schalendrüse mit unterliegendem degeneriertem Dotterepithelkern (a), Ausläuferbildung im Dottersyncytium (v. a. b und c), Abgabe von Nucleolärsubstanz ins Dotterepithelplasma (b)

schrägen Zellteilungen führen. Diese bewirken, begleitet von gleichzeitiger horizontaler bzw. schräger Zellstreckung, die Sonderung des Mesentoderms (Abb. 4a bis d). Entgegen der Naef'schen Interpretation sei betont, daß diese durch Delamination und nicht durch Umbiegung der Schichten am Keimscheibenrand erfolgt (vgl. S. 832). Ganz vereinzelt lassen sich auch aus dem zentralen Blastoderm immigrierende Zellen nachweisen (vgl. Abb. 4b).

Im Stadium II (Abb. 5) wird der Keimscheibenrand von einem durchgehenden polynucleären Dottersyncytium unterlagert. Die z. T. mehrere Nucleoli aufweisenden Kerne sind aktiv; verschiedentlich ist eine Abgabe von Nucleolär-

substanz ins Plasma zu beobachten (Abb. 5b). Gegen den Dotter zu werden Plasmaausläufer vorgetrieben (Abb. 5c). Die Kerngröße der Dotterepithelzellen nimmt gegen das Keimscheibenzentrum hin ab.

Die Kernvermehrung im Dottersyncytium scheint weitgehend auf Amitosen zu beruhen. Entgegen dem übrigen, durch reichste Mitosebilder gekennzeichneten Keim ließ sich im Bereich des transitorischen Entoderms nur ein einziges Mal eine Mitose nachweisen!

Das weiterhin horizontal gerichtete Mitosen aufweisende Ectoderm hat am Keimscheibenrand das Dotterepithel leicht überwachsen; die Schalendrüsenzellen sind geweblich stärker vom Ectoderm geschieden (Abb. 5a).

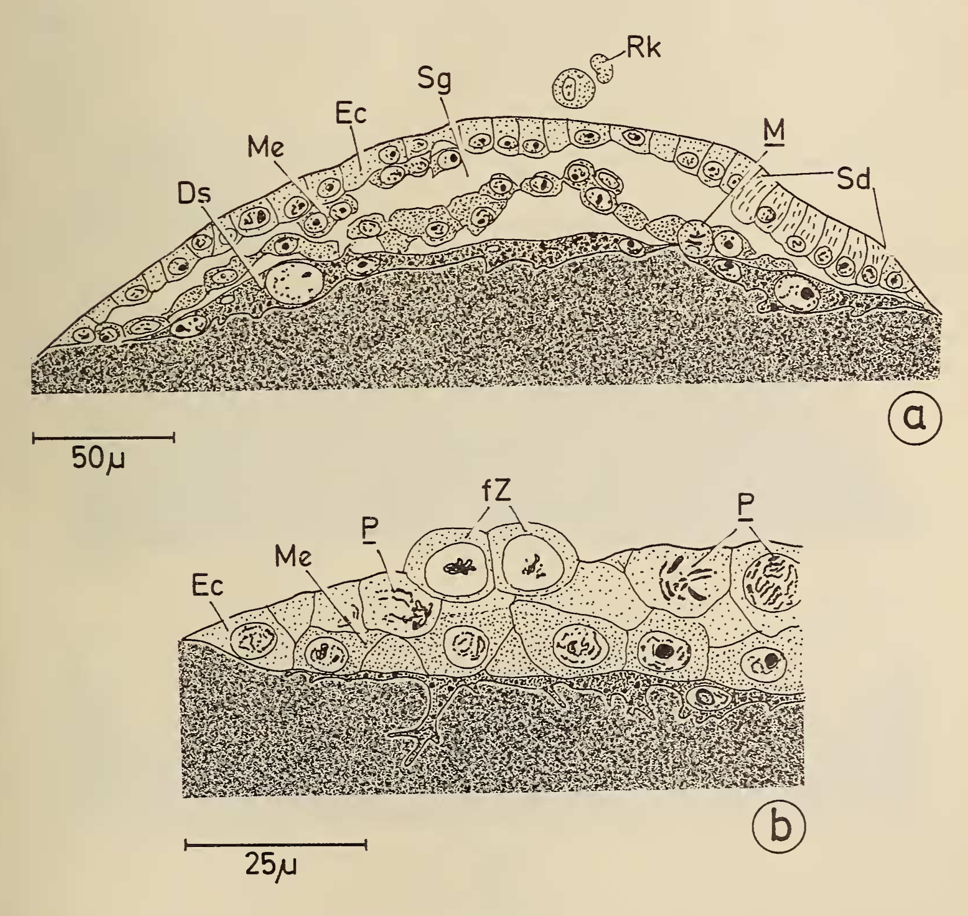


ABB. 6.

Octopus vulgaris: Stadium III. Am Keimscheiben-Rand vom Ectoderm überwachsenes, unter der Keimscheibe durchziehendes Dottersyncytium (a und b), Detachierung von freien Zellen am Keimscheibenrand (b)

Die noch einschichtige Mesentoderm-Anlage ist zentrallückenwärts vorgewachsen, wobei sich die innersten Zellen amoeboid von den kompakter angeordneten peripheren Zellen zu detachieren beginnen.

Das Dotterepithel ist bereits etwas vor dem Stadium III bis unter die Schalendrüsenanlage vorgestoßen. Ab dem Stadium III ist die Schalendrüsenregion sehr oft von einer außergewöhnlich großen Dotterepithelzelle direkt unterlagert; dabei findet ein intensiver, noch elektronenoptisch zu prüfender gegenseitiger Kontakt der Zelloberflächen statt (vgl. Abb. 7a und b, 8b sowie auch S. 830). Teilweise degeneriert der Dotterepithelkern (vgl. Abb. 5a und 7a); dies gilt übrigens auch für zahlreiche Kerne des Randbereiches.

Dieser Befund könnte als morphologisch fundierter Beweis für die Arnold'sche Theorie (1956*b*) einer Induktion des Dotterepithels auf die überliegenden Zellen interpretiert werden. Die Tatsache, daß Marthy (1972) aufgrund neuer Experimente eine direkte Induktion durch das Dotterepithel ablehnt, führt uns zu einer vorsichtigeren Deutung. Die sich als erste Organanlage weit vor den übrigen Organen geweblich differenzierende Schalendrüse ist auf eine intensive Ernährung angewiesen, welche durch den auffälligen, besonders intensiven Dotterepithel-Kontakt ermöglicht wird.

Im ganzen formativen Keimscheibenbereich sind Mitosen sehr häufig (vgl. Abb. 6 und 7). Die Mesentodermanlage des Randwulstes ist unter Beteiligung

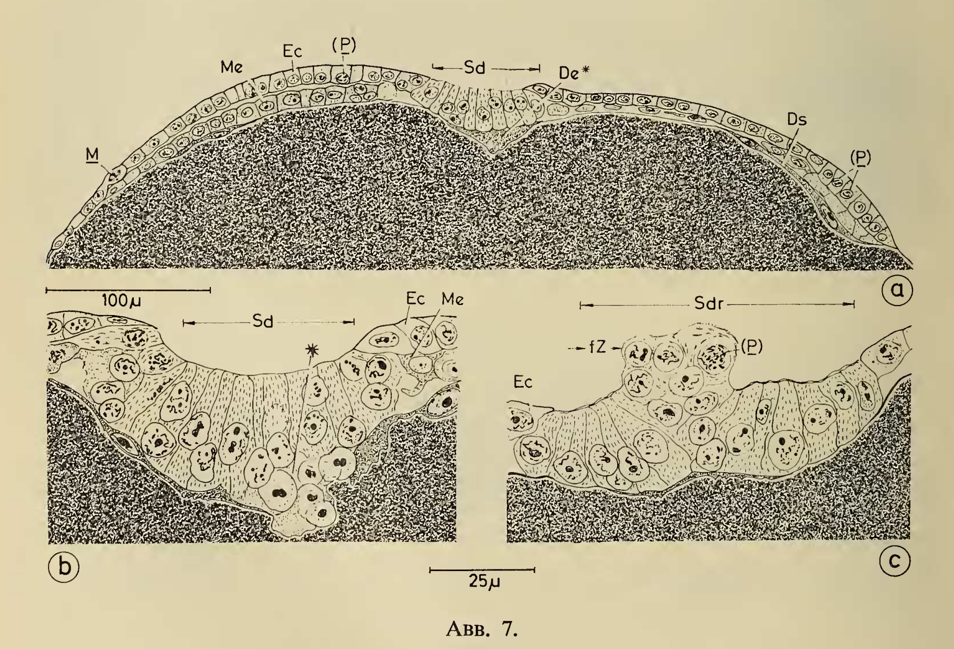


Abb. 7.

Octopus vulgaris: Stadium III-IV. Klare Sonderung des nunmehr einschichtigen Mesentoderms vom Ectoderm (a), Schalendrüse in beginnender Invagination (a und b), mit unterliegender Dotterepithelzelle (De*) in Kontakt (a) bzw. mit sich desintegrierenden Kernen (*) verschmolzen (b), Detachierung von freien Zellen aus der Schalendrüse (c)

schräg gerichteter Zellteilungen zweischichtig geworden. Die Zellen des Mesentoderms fahren fort, sich voneinander abzukugeln (Abb. 6a und 7a).

Schließlich erfolgt im Stadium III erstmals am Keimscheibenrand (vgl. Abb. 8c) sowie gelegentlich aus dem Bereich der Schalendrüse eine Detachierung von „ freien Zellen " (Abb. 6b). Diese erstmals von PORTMANN (1933) für das Stadium VII erwähnten und auch von *Tremoctopus* (SACARRÃO, 1950) bekannten Zellen von wahrscheinlich exkretorischer Funktion liegen später im perivitellinen Raum und bilden Vakuolen aus. Auf diesen besonderen, für achtarmige Tintenfische charakterischen Zelltyp wird in einer späteren Studie intensiver zurückzukommen sein.

Das Stadium IV (Abb 8b) ist durch die beginnende Invagination der Schalendrüse, einen nunmehr einschichtig gewordenen Randwulst, eine weitergehende Detachierung von freien Zellen (Abb. 8c) sowie durch nun ausgesprochen flach

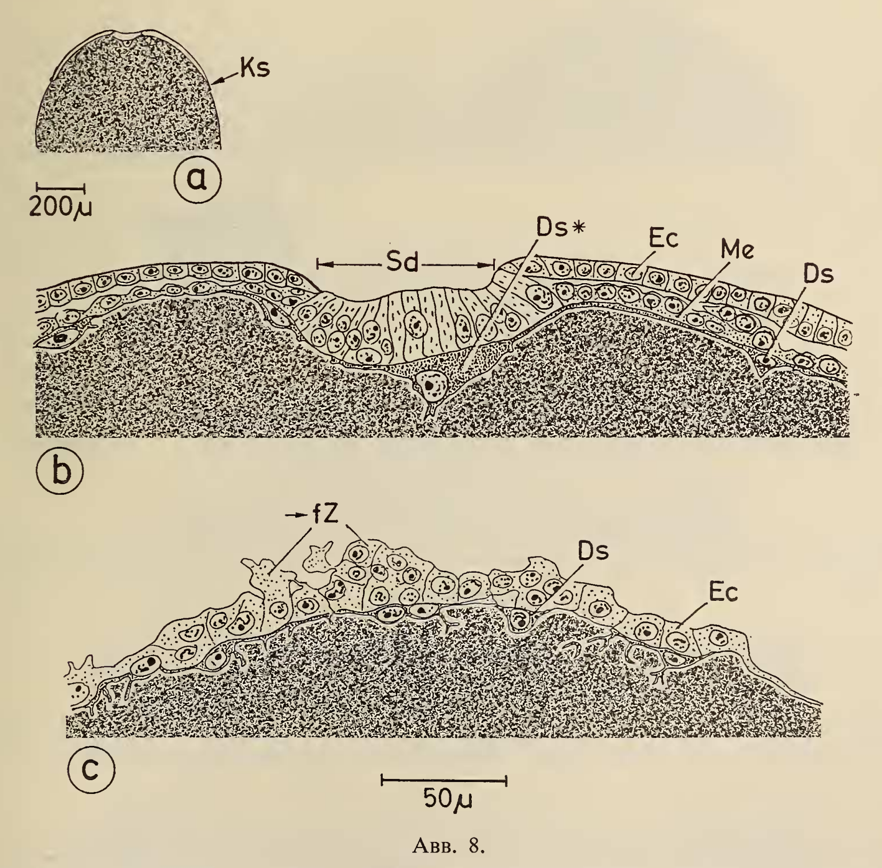


ABB. 8.

Octopus vulgaris : Stadium IV. Stark vorgewachsene Keimscheibe (a), einsinkende Schalendrüse mit unterlagernder Dottersyncytiumzelle (Ds*), umfangreiche Detachierung freier Zellen am Keimscheibenrand (c)

gewordene Dotterepithelzellen gekennzeichnet. Nur am Keimscheibenrand finden sich noch große, zum Teil durch Riesenkerne ausgezeichnete Dotterepithelzellen. — Durch eine Epidermisverdickung wird am Keimscheibenrand das in der Folge stark akzentuierte, vegetativwärts gerichtete Auswachsen der Keimscheibe (vgl. Abb. 8a) über den Dotter eingeleitet.

4. **Eledone cirrosa** Lamarck

(Eidurchmesser 3,5 : 6,0 mm)

Durch den Dotterreichtum bedingt, nimmt die Keimscheibe der Furchungsstadien (Abb. 9) und des Stadiums I im Vergleich zu den dotterarmen Octopoden nur einen sehr kleinen Bereich der Eioberfläche ein.

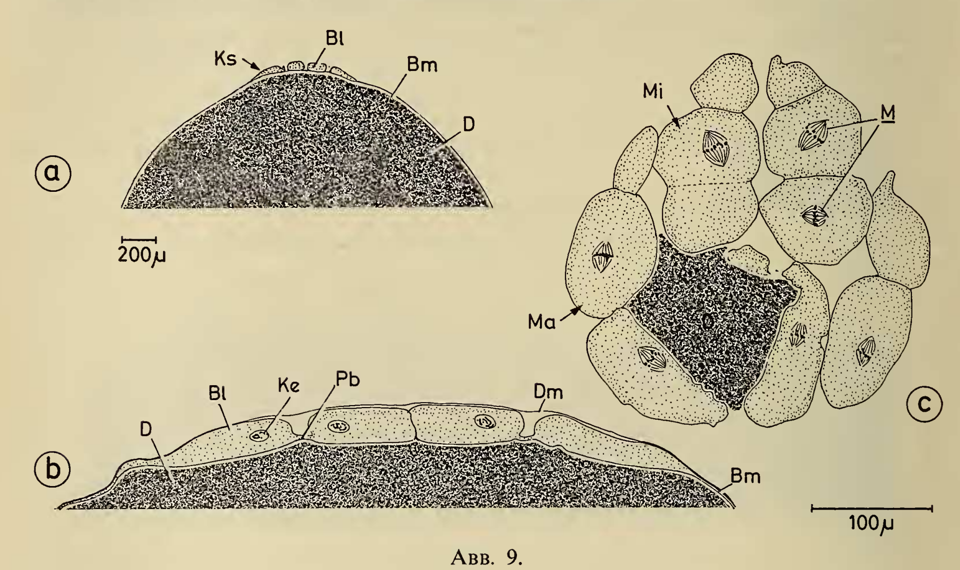


Abb. 9.

Eledone cirrosa: 14-Zellstadium. Im Vergleich zum Totalei kleine Keimscheibe (a) mit Blastomeren und Bildungsplasma (b), Synchrone, durch tangentialen Flächenschnitt dargestellte Mitosen (c) — verschiedene etwas tiefer liegende Spindeln von Blastomeren sind auf dem Schnitt nicht getroffen

---

Abb. 10.

Eledone cirrosa: Stadium I. Einschichtige, z. T. Vakuolen enthaltende Blastomeren, durch horizontale bzw. schräg gerichtete Zellteilungen angedeutete Zelldelaminationen

Abb. 11.

Eledone cirrosa: Stadium I-II. Meist schon vielkerniges Dottersyncytium im Marginalzellbereich am Keimscheibenrand (a und c) mit beginnender Ausläuferbildung, Detachierung von zentralen Dotterepithelzellen (a, b, e und f), horizontale sowie zur Randwulstbildung führende schräge und vertikale Mitosen (v. a. d bis g). Beginnende Abhebung v. a. der zentralen Blastomeren vom Dotterspiegel

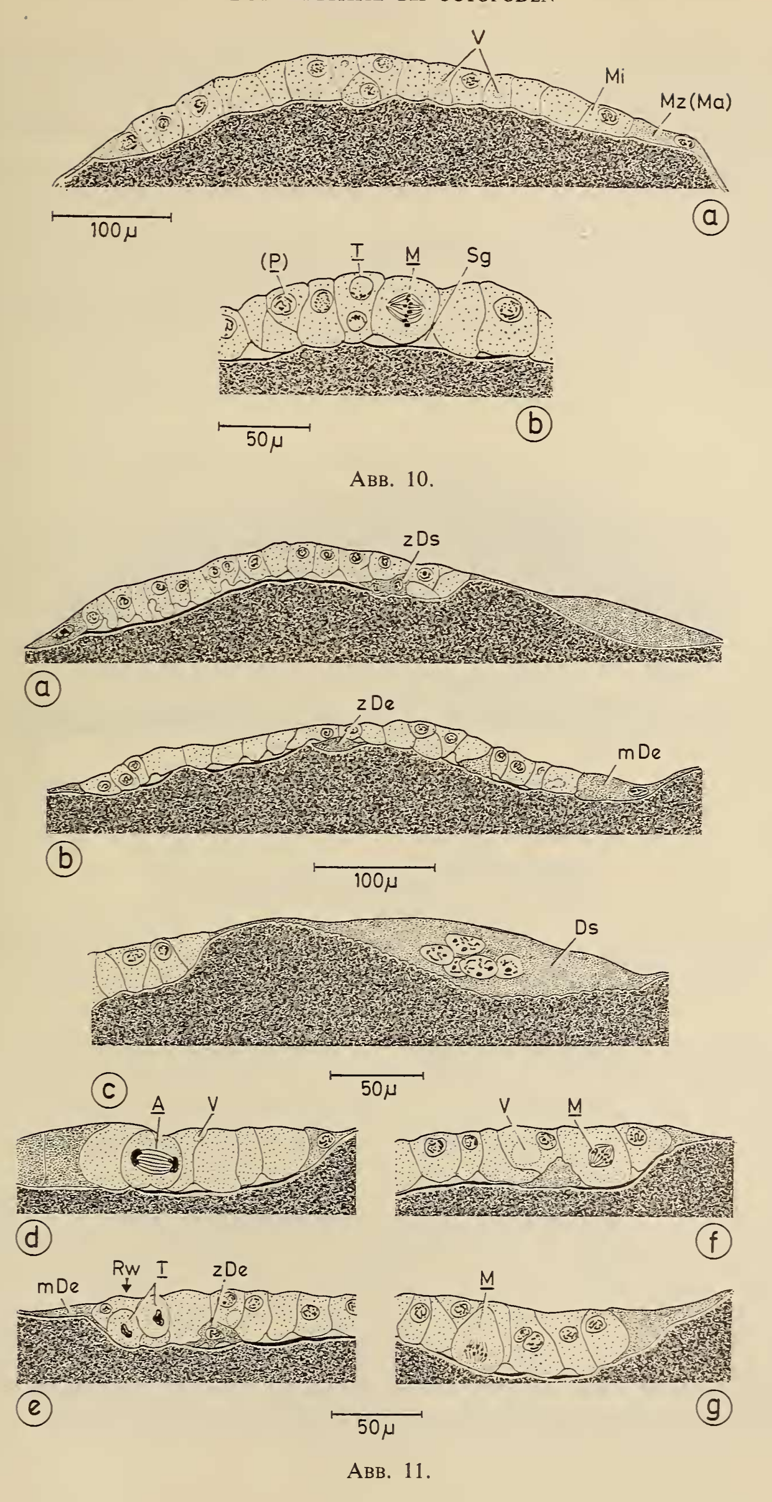

V
Mi
Mz (Ma)
100 μ
a
(P)
T
M
Sg
50 μ
b
zDs
a
zDe
mDe
b
100 μ
Ds
c
50 μ
A
V
d
V
M
f
mDe
Rw
T
zDe
e
M
g
50 μ

Abb. 10.

Abb. 11.

Die polygonalen, zum Teil durch horizontale Mitosen ausgezeichneten, teilweise auch schräg liegende Blastomerengrenzen aufweisenden Scheibenzellen (Abb. 10) schließen sehr dicht aneinander. Das Plasma der Marginalzellen ist etwas dunkler angefärbt (Abb. 10a).

Wie bei *Octopus* und *Loligo* werden die Zellen der Keimscheibe von einer Vitellinmembran überzogen.

Dieser gewebliche Unterschied verstärkt sich im Stadium I-II, wodurch die Marginalzellen — nun durch nicht von Plasmatomie begleitete amitotische Kernteilungen bereits zu vielkernigen Syncytien geworden — sehr klar von der übrigen

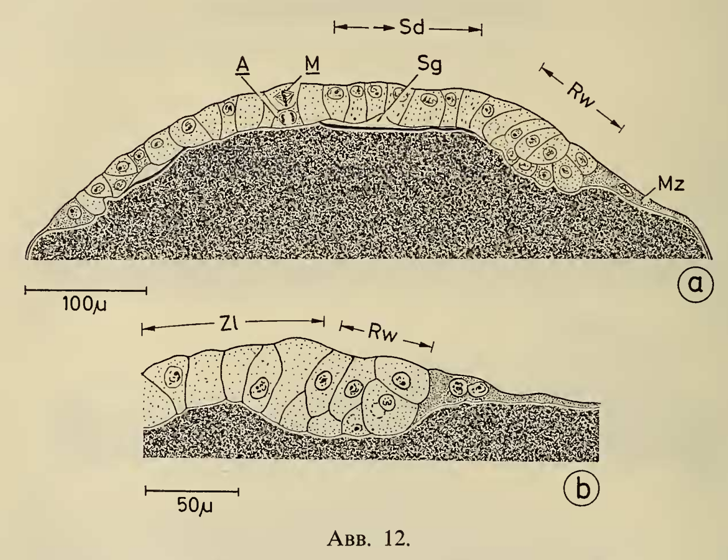


Abb. 12.

Eledone cirrosa: Stadium III. Deutlicher, durch Zelldelamination gebildeter Randwulst, im Bereich der Zentrallücke liegende Zellen mit peripher liegenden Kernen (a)

Keimscheibe abzugrenzen sind (Abb. 11). Eine typische Auswanderung von Dotterepithelzellen aus der Marginalzone ist nicht zu beobachten. Der größte Anteil des unter der zentralen Keimscheibenregion liegenden Dottersyncytiums wird sich vielmehr, wie unten beschrieben, direkt aus dem überliegenden Blastoderm detachieren.

Die teilweise mit Vakuolen versehenen Scheibenzellen schließen basal nicht mehr aneinander an (Abb. 11). Durch horizontale Teilungen wird die Keimscheibe vergrößert (Abb. 11d); schräg gerichtete und vertikale, besonders am Scheibenrand statthabende Mitosen führen zur Anlage des Randwalles (Abb. 11e bis g), welcher im Stadium II als einschichtige Mesentodermanlage ausgebildet ist (Abb. 12). In Analogie zu *Octopus* erfolgt wiederum eine Detachierung von Zellen und keinesfalls eine Umstülpung des Keimscheibenrandes (vgl. S. 832).

Im Stadium II-III (Abb. 13a und b) ist durch die verstärkte Herausprofilierung des Randwalles eine deutlichere Zentrallücke vorhanden. Im ganzen Blastoderm erfolgen Mitosen; die Kerne sind oft mit 2 Kernkörperchen ausgestattet. Infolge von verzögerter Plasmateilung treten gelegentlich und vorübergehend auch zweikernige Zellen auf.

Im Gegensatz zu *Octopus*, wo das gesamte Dotterepithel sich unter Auswanderung aus den Marginalzellen detachiert, wandern bei *Eledone* im gesamten Bereich des Blastoderms prospektive Dotterepithelzellen in die Tiefe. Letztere lassen sich infolge ihrer teilweise sehr frühen, unter anderem durch eine intensivere Anfärbung manifest werdende gewebliche Differenzierung bereits noch innerhalb

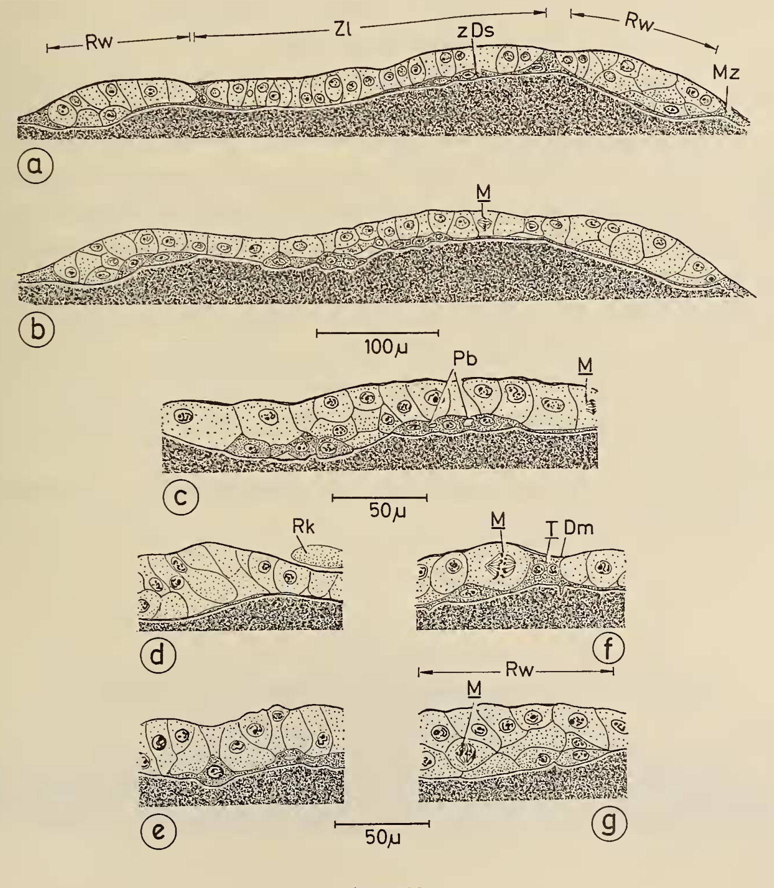


ABB. 13.

Eledone cirrosa: Stadium II-III. Verwachsen der isoliert detachierten zentralen und marginalen Dotterepithelzellen unter Bildung von Plasmabrücken (b, c, e und f), zentrale Dotterepithelzellen z. T. nach außen noch mit der Dottermembran in Kontakt (a, f), mehrschichtig werdender Randwulst (a, b, g)

des Blastodermverbandes von den übrigen Blastodermzellen sondern (vgl. Abb. 11e und 12a bis c, e, und f).

Die dotterwärts sich delaminierenden prospektiven Dotterepithelzellen werden durch ein lateralwärts gerichtetes Zusammenschieben der Blastodermzellen nach unten gepreßt (Abb. 13a und f). Die in der Folge zwischen Dotterspiegel und Blastoderm liegenden Zellen schliessen sich unter Ausläuferbildung lateralwärts zum Dottersyncytium zusammen (Abb. 13c).

In Übereinstimmung mit den Befunden von Fuchs (1973) entsteht damit bei *Eledone* das Dotterepithel aus zwei Quellen: seine peripheren Anteile aus direkten Derivaten der Marginalzellen, die zentralen Partien durch aus dem Blastoderm stammende, sich frühzeitig geweblich differenzierende Zellen.

Im Gegensatz zu *Octopus* hebt sich die Keimscheibe erst im Stadium III (Abb. 14). unter Bildung einer Subgerminalhöhle stärker vom Dotter ab. Die peripher im ursprünglichen Randwulstgebiet 3 - bis 4 - schichtige Mesodermanlage reduziert sich gegen die Zentrallücke zu einer durch spindelförmige Zellen formierten einschichtigen Zellage.

Wie bei *Octopus* steht die geweblich allerdings erst schwach vom Ectoderm gesonderte Anlage der Schalendrüse in intensiven Kontakt mit einem besonders kern - und plasmareichen Bezirk des Dottersyncytiums (Abb. 14; vgl. S. 824).

Die ganze, sich vor allem durch horizontale Mitosen auszeichnende Keimscheibe ist jetzt vom Dotterepithel unterlagert. Dessen mit vergrößerten Nucleoli versehene Kerne sind noch rund und nicht gelappt. Besonders am Keimscheibenrand finden sich teilweise Riesenkerne. Die Tatsache, daß der unter dem Dotterepithel liegende Dotter kleinscholliger wird, läßt auf die nunmehr stark einsetzende Aktivität des ersteren schließen.

Wie bei *Octopus* lassen sich bei einem Teil der Keime freie, im perivitellinen Raum liegende Zellen nachweisen.

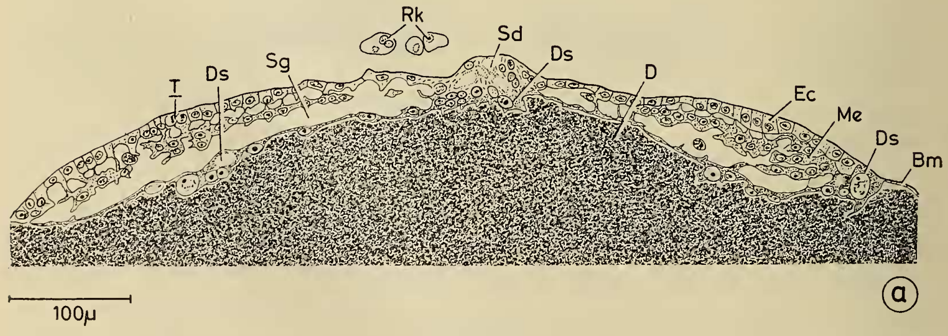


Abb. 14.

Eledone cirrosa: Stadium III. Unter der Keimscheibe durchgehend vereintes, durch die Subgerminalhöhle von der Keimscheibe getrenntes Dottersyncytium mit Verwachsungen im Schalendrüsenbereich, 3- bis 4-schichtiger Randwulst, alle Marginalzellen unter der Keimscheibe liegend

DISKUSSION

Zehnarmige Tintenfische bilden ihr Dotterepithel durch Zellauswanderung aus den immer charakteristisch ausgeprägten und lange erhaltenen Blastokonen. Die erste Entomesoderm-Anlage im Randwulstgebiet erfolgt in Form einzelner Zellkomplexe. Diese schließen sich sekundär zu einer hufeisenförmigen, temporär mit einer Ventrallücke versehenen Anlage zusammen.

Bei Octopoden — die Verhältnisse von *Argonauta* sind allerdings erst ungenau bekannt — fehlen eigentliche Blastokonen. Plasmateilungen unterbleiben in den Marginalzellen fast vollständig. Zudem werden letztere gleich zu Beginn der Keimblattbildung unter die Keimscheibe gezogen, wie es schon Naef (1921/28) richtig festgestellt hat. Der Ausdruck „Marginalzellen" für die Ausgangszellen zur Bildung des Dotterepithels ist u. E. daher vorzuziehen. Als Sonderfall unter den Octopoden liefern bei *Eledone* zusätzlich die Zellen des zentralen Blastoderms, also Mikromeren-Derivate, beträchtliche Anteile des Dotterepithels. — Die Entomesoderm-Anlage wird in Form eines geschlossenen Ringes angelegt.

Diese Befunde zeigen erneut, wie gefährlich es sein kann, einen spezifischen Entwicklungsablauf als typisch für eine Gruppe zu betrachten. Entgegen der Ansicht verschiedener Autoren differieren in Realität die Ontogenesen von acht - und zehnarmigen Tintenfischen beträchtlich (vgl. z. B. Fioroni, 1974*b* und Mangold-Fioroni, 1970). Diese Tatsache wird durch die hier vorliegende Analyse der Genese des Dotterepithels von neuem dokumentiert.

Die vorliegenden Ergebnisse weisen zudem innerhalb der Ordnung der Octopoden beträchtliche Unterschiede nach. Aufgrund unserer bisherigen Kenntnisse darf geschlossen werden, daß diese Tintenfisch-Ordnung sich allgemein durch besonders zahlreiche Ontogenese-Abwandlungen auszeichnet (vgl. Fioroni, 1974*b*). Dies manifestieren ausser den hier geschilderten Unterschieden in der Genese des Dotterepithels u. a. auch beträchtliche Differenzen in der Schalenentwicklung (vgl. z. B. Sacarrão, 1951*b*, 1952) und im Vorkommen bzw. Nicht-Vorkommen der Blastokinese (1. embryonale Umdrehung) sowie in Unterschieden im zeitlichen Verlauf dieses embryonalen Bewegungsablaufes (vgl. z. B. Von Boletzky, 1969, 1971).

Auch können im Gegensatz zu zehnarmigen Tintenfischen innerhalb der gleichen Octopoden-Gattung die Eigrößen und damit der Entwicklungsverlauf sehr stark differieren (vgl. z. B. Von Boletzky, 1969 für *Octopus*-Arten). Die adult kaum zu unterscheidenden *Octopus bimaculatus* bzw. *bimaculoides* zeichnen sich durch extrem verschiedene Eidurchmesser aus (1,8 : 4,6 mm bzw. 9,5 : 17,5 mm; Pickford-mc connaughey, 1949).

An anderer Stelle ist ausführlich dargelegt worden, daß die Tintenfische morphologisch, ökologisch, verhaltensmäßig und embryologisch von den übrigen

Mollusken isoliert dastehen (Fioroni, 1966ff, Mangold-Fioroni, 1970). Mit Recht hat Sacarrão (1962) durch eine Bezugsetzung der Eisymmetrien zur Adulttopographie aufgezeigt, daß der « Hiatus der Embryologie » bereits schon auf der Stufe des Eies verwirklicht ist.

Die Idee eines Zwischenstadiums in Form einer holo-meroblastischen Teilfurchung bei dotterreichen, mit Dottermacromeren versehenen Prosobranchiern (vgl. u. a. Portmann, 1960) hat genauerer, morphologisch fundierter Prüfung nicht stattgehalten (Fioroni, 1966ff). Namentlich läßt sich auch die mehrfach versuchte Bezugsetzung dieser teilungsarretierten Dottermacromeren zum Dottersyncytium der Tintenfische nicht aufrecht erhalten.

Das Gleiche gilt für die schon bei Bobretzky (1877) und anderen Autoren angedeutete und von Naef (1921/28) konsequent durchgeführte idealistische Zurückführung der Bildung der Körpergrundgestalt der Cephalopoden auf eine typische Gastrula; diese könnte bei Tintenfischen infolge Dotterreichtums den Blastoporus nicht verschließen. Beide Theorien basieren u. a. auf einer unbewiesenen Bildung des Mesentoderms durch Umbiegung (= Invagination) des Keimscheibenrandes.

Die vorliegenden Befunde entziehen durch den Nachweis einer Delamination des Mesentoderms dieser Theorie ihre strukturelle Basis und widersprechen damit bei allen untersuchten Arten dieser Ansicht.

Es ist unmöglich, die mehrphasige Bildung der Körpergrundgestalt der Cephalopoden (Bildung des Dotterepithels, Delamination des Mesentoderms, nachträgliche Sonderung des Entoderms aus diesem Komplex; vgl. Sacarrão, 1953, Fioroni, 1966ff, Mangold-Fioroni, 1970) auf eine Invaginationsgastrula, wie diese sich bei anderen Mollusken-Klassen findet, zurückzuführen bzw. die beiden unterschiedlichen morphodynamischen Bewegungsabläufe direkt miteinander zu homologisieren. Der Aufbau eines transitorischen Dottersyncytiums, der — wie u. a. hier gezeigt — bereits während der Furchung eingeleitet wird und damit verbunden die Sonderung des Entoderms in einen transitorischen und einen organogenetischen Anteil sind cephalopodentypische, autonom entstandene Prozesse. Homolog ist damit bezüglich der Bildung der Körpergrundgestalt nur die Tatsache, daß durch einen sehr unterschiedlich verlaufenden Segregationsprozess aus der Keimschicht der Blastula eine in irreversible determinierte Schichten gegliederte Keimanlage geschaffen wird.

Zusammenfassung

Bei drei Octopoden-Arten werden die Bildung des transitorischen Dotterepithels sowie die Anlage des Entomesoderms verglichen. Im Gegensatz zu *Tremoctopus* (Sacarrão, 1950) und *Octopus*, bei welchen alle Dotterepithelzellen aus den randständigen Marginalzellen hervorgehen, werden bei *Eledone* die Anteile des zentralen Dotterepithels durch sich aus dem zentralen Blastoderm detachier-

ende Zellen gebildet. Die von PORTMANN (1933) beim Stadium VII von *Octopus* beschriebene Detachierung von freien Zellen läßt sich bereits im Stadium III nachweisen. Bei allen drei Arten entsteht die Entomesodermanlage (Randwulst) durch Zellimmigration aus dem Keimscheibenrand. Eine Invagination findet nicht statt; die von NAEF u. a. durchgeführte Homologisierung der Bildung der Körpergrundgestalt der Cephalopoden mit der Gastrulation der übrigen Mollusken ist daher abzulehnen.

RÉSUMÉ

La formation de l'épithélium vitellin transitoire et des ébauches de l'entomésoderme est comparée entre trois espèces d'octopodes. Chez *Tremoctopus* (SACARRÃO, 1950) et *Octopus*, toutes les cellules du système vitellin dérivent des cellules marginales; chez *Eledone*, la partie centrale de l'épithélium vitellin est formée par détachement de cellules de la partie centrale du disque germinatif. La formation de cellules libres décrite par PORTMANN (1933) pour le stade VII d'*Octopus* commence déjà au stade III. Dans toutes les trois espèces, l'entomésoderme se forme par immigration de cellules de la partie périphérique du disque germinatif. Une invagination n'a jamais lieu; l'homologisation de la formation des feuillets fondamentaux des Céphalopodes avec la gastrulation typique des autres Mollusques par NAEF et d'autres auteurs doit être abandonnée.

SUMMARY

The formation of the transitoric yolk epithelium and of the entomesoderm is studied in three species of Octopods. In *Tremoctopus* (SACARRÃO, 1950) and *Octopus*, all cells of the vitelline system arise from marginal cells; in *Eledone*, the central portion of the yolk epithelium is formed by detachment of cells from the central blastoderm. The formation of free cells, described by PORTMANN (1933) for stage VII of *Octopus* begins soon at stage III. Formation of the entomesoderm takes place in all three species by cellular immigration from the margin of the blastodisc. There is no invagination; the homologisation of the formation of germ-layers by Cephalopods with the gastrulation of other Molluscs (NAEF and other authors) is therefore refused.

LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN

1. Die auf den Schnitten als koagulierte Masse sichtbare, zwischen Chorion und Keim liegende perivitelline Flüssigkeit ist nur auf Abbildung 2c und d dargestellt und sonst durchgehend weggelassen worden.
2. Der auf Schnitten schollenförmig koagulierte Dotter ist auf sämtlichen Abbildungen als einheitliche Masse dargestellt.
3. Die Dottermembran (vitelline Membran; vgl. S. 820) als eng den Oberflächenblastodermzellen nach außen aufliegende Membran wird durch eine verdickte Linie symbolisiert.

4. Die zwischen Ectoderm und Dotterepithel liegenden Zellen werden einheitlich als Mesentoderm klassiert. Das organogenetische Entoderm sondert sich erst ab Stadium VIII auf der Trichterseite aus dem bis dahin einheitlichen mesentodermalen Komplex (vgl. S. 814).

Abkürzungen

A	Anaphase der Mitose
Al	Ausläufer der Dottersyncytiums
Bl	Blastomere
Bm	Bildungsmembran
d	degenerierend
D	Dotter (Vitellus)
De	Dotterepithel
Dm	Dottermembran (vitelline Membran)
Ds	Dottersyncytium
Ec	Ectoderm
pF	perivitelline Flüssigkeit (zwischen Keim und Chorion liegend)
K	Kern
Ks	Keimscheibe
zL	zentrale Lücke (v.a. bei frühen Furchungsstadien zwischen den Blastomeren liegend)
M	Metaphase der Mitose
m	aus Marginalzellen entstandene Elemente des Dotterzellsystems
Ma	Makromere
Me	Mesentoderm bzw. Mesoderm
Mi	Mikromere (Scheibenzelle)
Mz	Marginalzelle (Ursprungszelle des Dotterepithels)
Nc	Nucleolus (Kernkörperchen)
P	Prophase der Mitose
Pb	Plasmabrücke
Rk	Richtungskörper (Polkörper)
Rw	Randwulst (Keimwall)
Sd	Schalendrüse
Sg	Subgerminalhöhle
T	Telophase der Mitose
V	Vakuole
z	durch Detachierung aus den zentralen Blastomeren hervorgegangene Elemente des Dotterzellsystems
fZ	sich von der Keimscheibe detachierende freie Zellen, die später in der perivitellinen Flüssigkeit herumschwimmen
Zl	Zentrallücke
( )	frühes Stadium des in den Klammern symbolisierten Zellteilungsstadiums

LITERATURVERZEICHNIS

Arnold, J. M. 1961. Observations on the mechanism of cellulation of the egg of *Loligo pealii*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 121: 380-381.

Arnold, J. M. 1965*a*. Normal embryonic stages of the squid, *Loligo pealii*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 128: 24-32.

Arnold, J. M. 1965*b*. The inductive role of the yolk epithelium in the development of the squid, *Loligo pealii* (Lesueur). *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 129: 72-78.

Arnold, J. M. 1968*a*. The role of the egg cortex in Cephalopod development. *Devl. Biol.* 18: 180-197.

Arnold, J. M. 1968*b*. Formation of the first cleavage furrow in a telolecithal egg *(Loligo pealii)*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 135: 408-409.

Arnold, J. M. 1968*c*. An analysis of cleavage furrow formation in the egg of *Loligo pealii*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 135: 413.

ARNOLD, J. M. 1969. Cleavage furrow foimation in a telolecithal egg *(Loligo pealii)*. I. Filaments in early furrow formation. *J. Cell Biol.* 41: 894-904.

ARNOLD, J. M. 1971*a*. Cleavage furrow formation in a telolecithal egg *(Loligo pealii)*. II.Direct evidence for a contraction of the cleavage furrow base. *J. exp. Zool.* 176: 73-85.

ARNOLD, J. M. 1971*b*. Cephalopods. In: G. REVERBERI (Ed.), *Experimental embryology of marine and fresh-water Invertebrates. North-Holland Publ. Comp. Amsterdam-London.* 265-311.

ARNOLD, J. M., C. T. SINGLEY and L. D. WILLIAMS-ARNOLD. 1972. Embryonic development and posthatching survival of the sepiolid squid *Euprymna scolopes* under laboratory conditions. *Veliger* 14: 361-364.

BERG, G. 1967. Erfahrungen mit dem neuen Einbettungsmittel Paraplast. *Präparator* 13: 202-204.

BOBRETZKY, N. 1877. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. *Nachr. Ges. Freunde Natw. Moskau* 24: 1-79 (russisch).

BOLETZKY, S. VON. 1967. Die embryonale Ausgestaltung der frühen Mitteldarmanlage von *Octopus vulgaris* Lam. *Revue suisse Zool.* 74: 555-562.

BOLETZKY, S. VON. 1969. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris, O. joubini* und *O. briareus. Revue suisse Zool.* 76: 716-726.

BOLETZKY, S. VON. 1971. Zu den Lageveränderungen von Octopoden-Embryonen (Mollusca: Cephalopoda). *Revue suisse Zool.* 78: 538-548.

BRUCE, A. T. 1886. Segmentation of the egg and formation of the germ layers of the squid *(Loligo pealii). Johns Hopkins Univ. Circ.* 2: 45-46.

FIELDS, W. G. 1965. The structure, development, food relations, reproduction, and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. *Fish Bull. Calif.* 131: 1-108.

FIORONI, P. 1966. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda). *Revue suisse Zool.* 73: 621-876.

FIORONI, P. 1971. Die Entwicklungstypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie. *Z. wiss. Zool.* 182: 263-394.

FIORONI, P. 1973. Einführung in die Embryologie. *BLV München.* 183 pp.

FIORONI, P. 1974*a*. Die Sonderstellung der Cephalopoden. *Natw. Rdsch. Stuttg.* 27: 133-143.

FIORONI, P. 1974*b*. Cephalopoda. in SEIDEL, F. (Ed.) *Handbuch der Entwicklungslehre* (in Vorbereitung).

FUCHS, E. 1973. Organo- und Histogenese des Darmsystems, embryonale Blutbildung und Dotterabbau bei *Eledone cirrosa* Lam. (Cephalopoda, Octopoda). *Zool. Jb. (Anat.)* 91, 31-92.

HAMABE, M. 1960. Observations of early development of a squid, *Loligo bleekeri* Keferstein. *Ann. Rep. Jap. Sea. Reg. Fish. Res. Lab.* 6: 149-155.

HAMABE, M. 1961. Experimental studies on breeding habits and development of the squid, *Ommastrephes sloani pacificus Steenstrup.* III. Early embryonic development and morphological features of the larvae immediately after hatching. *Zool. Mag. Tokyo* 70: 408-420.

HOADLEY, L. 1930. Polocyte formation and the cleavage of the polar body in *Loligo* and *Chaetopterus. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 58: 256-264.

KÖLLIKER, A. 1844. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. *Zürich*, 180 pp.

KONOPACKI, M. 1933. Histophysiologie du développement de *Loligo vulgaris. Bull. Int. Acad. pol.* 2: 51-69.

KORSCHELT, E. 1892. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. I. Die Entstehung des Darmkanals und Nervensystems in Beziehung zur Keimblätterfrage. *Festschr. R. Leuckart (Leipzig)*: 345-373.

LANKESTER, E. R. 1875. Observations on the development of the Cephalopoda. *Quart. Jl. Microsc, Sci.* 15: 37-47.

LEMAIRE, J. 1970. Table du développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). *Bull. Soc. zool. Fr.* 95: 773-782.

DE LEO, G. 1972. Data on the Cell-Lineage and the early stages of development of *Sepiola rondeletii. Acta Embryol. Morph. exp.*: 25-44.

MANGOLD, K. und P. FIORONI. 1970. Die Sonderstellung der Cephalopoden. *Zool. Jb. (Syst.)* 97: 522-631.

MARTHY, H.-J. 1969. Aufzucht von Embryonen und Embryonalfragmenten außerhalb des Chorions von *Loligo vulgaris* L. mit speziellen Bemerkungen zum Auftreten von Manteldeformationen. *Annls. Embryol. Morphogenèse* 3: 3-19.

MARTHY, H.-J. 1972. Sur la localisation et la stabilité du plan d'ébauches d'organes chez l'embryon de *Loligo vulgaris* (Mollusque, Céphalopode). *C. r. hebd. Séance Acad. Sci., Paris* 275: 1291-1293.

MARTHY, H. -J. 1973. An experimental study of eye development in the Cephalopod *Loligo vulgaris*: determination and regulation during formation of the primary optic vesicle. *J. Embryol. exp. Morph.* 29: 347-361.

MEISTER, G. 1972. Organogenese von *Loligo vulgaris* Lam. (Mollusca, Cephalopoda, Teuthoidea, Myopsida, Loliginidae). *Zool. Jb. (Anat.)* 89: 247-300.

NAEF, A. 1921/28. Die Cephalopoden. *Fauna e Flora del Golfo di Napoli* 35, 2 Bde. 812 pp., 357 pp.

PICKFORD, G. and B. H. MC CONNAUGHEY, 1949. The *Octopus bimaculatus* problem. A study of sibling species. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 12: 1-66.

PORTMANN, A. 1933. Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre *(O. vulgaris* Lam.*). Archs. Zool. exp. gén.* 76: 24-36.

PORTMANN, A. 1960. Généralités sur les Mollusques. In: GRASSE, P. (Ed.). *Traité de Zool.* 5 (2): 1625-1654. *Masson, Paris.*

SACARRÃO, G. F. 1950. Sobre as primeiras fases da ontogénèse de « *Tremoctopus violaceus* » delle Chiaje. *Arg. Mus. Bocage* 20: 1-123.

SACARRÃO, G. F. 1951*a*. On the bilateral symmetry of blastoderm of *Loligo*. *Archos. Mus. Bocage* 22: 107-110.

SACARRÃO, G. F. 1951*b*. Notice on the embryonic shell sac of *Octopus* and *Eledone*. *Archos. Mus. Bocage* 22: 103-105.

SACARRÃO, G. F. 1952. Notice on the shell gland of *Argonauta. Archos. Mus. Bocage* 23: 35-37.

SACARRÃO, G. F. 1953. Sur la formation des feuillets germinatifs des Céphalopodes et les incertitudes de leur interprétation. *Archos. Mus. Bocage* 24: 21-64.

SACARRÃO, G. F. 1962. On the position of the ontogeny of Cephalopods in relations to the development of other Molluscs. *Revta. Fac. Cienc. Univ. Lisb.* 10: 5-54.

SOEDA, J. 1952. On the artificial insemination and the early cleavage of the ovum in Oegopsid Cephalopod, *Ommastrephes sloani pacificus*, Sarume-ika. *Bull Hokkaido reg. Fish. Res. Lab.* 5: 1-17.

SPEK, J. 1934. Die bipolare Differenzierung des Cephalopoden- und Prosobranchiereies. *Roux Arch. EntwMech.* 131: 362-372.

TEICHMANN, E. 1903. Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. *Verh. dt. zool. Ges.* 13: 42-52.

USSOW, M. 1881. Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. *Arch. Biol.* 2: 553-634.

VIALLETON, M. L. 1888. Recherches sur les premières phases du développement de la seiche *(Sepia officinalis)*. *Ann. Scc. nat.* 6: 165-280.

WATASE, S. 1888. Observations on the development of Cephalopods. *Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ.* 4: 163-183.

WATASE, S. 1891: Studies on Cephalopods. I. Cleavage of the ovum. *J. Morph.* 4: 247-302.

Anschrift des Verfassers:

Zoologisches Institut d. Universität
Hüfferstr. 1
D-44 Münster
BRD